

Structure des populations des espèces héliophiles au Gabon : cas de l'azobé

Nestor Laurier Engone Obiang¹, Alfred Ngomanda¹, Raymonde Mboma¹, Thomas Nzabi², Alfred Ngoye¹, Lydia Atsima¹, Nicolas Picard^{1,3,*}

1. IRET, BP 13354, Libreville, Gabon

2. IPHAMETRA, BP 1156, Libreville, Gabon

3. CIRAD, BP 4035, Libreville, Gabon

* Auteur correspondant. Tél. : (+241) 07 92 12 87. Mél : nicolas.picard@cirad.fr

Résumé

Sur une superficie de 267.667 km² pour le territoire national du Gabon, la forêt occupe près de 23 millions d'hectares, soit environ 85 %. Cette forêt qui fait partie du grand massif forestier du bassin du Congo (deuxième grand massif forestier après l'Amazonie) regorge d'une richesse botanique élevée avec de nombreuses espèces endémiques. Pour contribuer à la gestion durable de ces forêts, il importe de pouvoir prédire leur évolution naturelle. Dans la plupart des forêts non perturbées du Gabon, beaucoup d'espèces présentent souvent une distribution diamétrique en forme de cloche suggérant un déficit de régénération. Les espèces concernées par ce phénomène sont essentiellement héliophiles, à croissance rapide et qui sont également, pour la plupart d'entre elles, des espèces commerciales. Cependant, les résultats de notre étude menée dans le Haut Abanga, au Gabon, montrent que toutes les espèces héliophiles ne respectent pas cette règle. C'est le cas notamment de l'azobé (*Lophira alata*, Ochnaceae) qui ne montre pas une structure diamétrique en forme de cloche dans ce site. Cet exemple qui nécessite d'élargir les discussions sur l'écologie et la biologie de cette espèce sera comparé à d'autres essences présentes dans le Haut Abanga.

Mots-clés : azobé, conservation, espèce héliophile, forêt tropicale humide, Gabon.

1. Introduction

Près de 85 % du territoire gabonais, soit environ 23 millions d'hectares sur une superficie de 267.667 km², sont couverts par la forêt. Cette forêt qui fait partie du grand massif forestier du bassin du Congo (deuxième grand massif forestier après l'Amazonie) regorge d'une richesse botanique élevée avec de nombreuses espèces endémiques. Environ 60 % des forêts

gabonaises sont actuellement exploitées pour le bois d'œuvre (PFBC, 2006), et le secteur forestier est le second contributeur au produit intérieur brut du Gabon après le pétrole, la seconde source d'exportations après le pétrole, et le premier employeur privé du Gabon (avant le secteur pétrolier). Par ailleurs, 13 % des forêts gabonaises sont incluses dans des aires protégées, au rang desquels les 13 parcs nationaux que comporte le Gabon. Ce souci de conservation est à relier aux services écosystémiques que fournit la forêt gabonaise (de Wasseige *et al.*, 2009) : services d'approvisionnement (produits forestiers non ligneux), services de régulation (stockage du carbone), services culturels (écotourisme) et services de soutien.

Pour contribuer à la gestion durable de ces forêts, il importe de pouvoir prédire leur évolution naturelle. Or on observe dans de nombreuses forêts tropicales non perturbées un déclin de certaines espèces (Forni, 1997 ; Thomas, 2005 ; Kalema et Kasenene, 2007). Ces espèces ont typiquement une distribution diamétrique en forme de cloche, avec une accumulation de gros individus et une relative rareté de jeunes individus. Cette forme est habituellement interprétée comme la conséquence d'un déficit de régénération (Condit *et al.*, 1998). Au Gabon, comme du reste dans l'ensemble du bassin du Congo, les espèces concernées par ce phénomène sont essentiellement des espèces héliophiles à croissance rapide qui sont également, pour la plupart d'entre elles, des espèces commerciales exploitées.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ce déclin, parmi lesquelles l'impact des perturbations naturelles ou la densité-dépendance de la mortalité (Clark et Clark, 1984 ; HilleRisLambers *et al.*, 2002). Une autre hypothèse stipule que la présence actuelle dans l'étage dominant des forêts tropicales matures d'espèces héliophiles incapables de se régénérer est liée à des perturbations anthropiques anciennes (cultures sur brûlis essentiellement) (van Gemerden *et al.*, 2003). Cette hypothèse est importante dans le sens où elle conditionne les aménagements forestiers : si ces espèces commerciales sont de toute façon amenées à disparaître en conditions naturelles, l'objectif d'une exploitation durable de ces espèces doit être revu, et des mesures assurant leur régénération éventuellement prises.

Dans cette étude, nous nous focalisons sur une espèce héliophile, l'azobé (*Lophira alata*, Ochnaceae), qui est la seconde essence la plus exploitée au Gabon (de Wasseige *et al.*, 2009). Nous étudions sa dynamique dans la concession forestière sous aménagement durable (CFAD) du Haut Abanga, afin de diagnostiquer si elle est ou non en déclin comme d'autres essences héliophiles dans cette zone.

2. Matériel et méthodes

2.1 Site d'étude

Le site d'étude est la forêt du Haut Abanga au Gabon. Cette CFAD de la société forestière Rougier-Gabon, d'une superficie de 288 627 ha, est située au nord-ouest du Gabon, en bordure de la chaîne des Monts de Cristal, entre les longitudes 10°30' et 11°30' ouest et les latitudes 0°15' et 0°50' nord (Tancre, 2001 ; Bayol, 2002). Elle est traversée du nord au sud par la rivière Abanga. Elle se subdivise en 9 unités forestières de gestion (UFG).

La CFAD est caractérisée par des altitudes variant entre 250 et 1022 mètres et comporte deux zones morphologiquement différentes. Le nord, l'est et le centre-sud (entre les rivières Nkan et Abanga) se caractérisent par un système collinaire avec un modelé relativement peu vigoureux. Les altitudes oscillent entre 400 et 500 m, avec un réseau hydrographique dense. L'ouest de la CFAD est marqué par un relief collinaire plus vigoureux avec des versants à fortes pentes et des cours d'eau encaissés le long des failles. Le sud de la CFAD est caractérisé par deux massifs montagneux (Mékié et Mikongo) qui bordent la chaîne des Monts de Cristal. Leur altitude oscille entre 700 et 1000 m.

Le climat est un climat équatorial de transition de la zone centrale du Gabon. La pluviométrie annuelle varie entre 1800 et 2000 mm. La température annuelle moyenne oscille entre 24 et 26°C et diminue vers le nord en altitude. La concession est située sur un socle archéen avec des roches à dominante métamorphique ou granitique. Les sols sont essentiellement de type ferralitique. Leur texture est généralement argilo sableuse à argileuse.

2.2 Espèce focale

L'azobé (*Lophira alata*, Ochnaceae) est la seconde espèce la plus exploitée au Gabon après l'okoumé. Son volume exploité a été de 37.700 m³ entrée usine en 2007 (de Wasseige *et al.*, 2009, chapitre 3), soit 3 % de la production totale de bois d'œuvre (l'okoumé représentant à lui seul 82 % de la production de 2007). L'azobé est une espèce héliophile modérée : ses semis préfèrent s'installer dans le sous-bois et n'ont besoin de lumière qu'à partir d'un certain stade de développement (Doucet, 2003). Cette espèce se rattache ainsi au groupe 5 d'Oldeman et Van Dijk (1991), à la stratégie du type « forêt-trouée » d'Alexandre (1982), au groupe des espèces cicatricielles durables de Mangenot (1958), ou encore au groupe des espèces secondaires tardives de Budowski (1965). L'azobé a aussi la faculté, en accompagnement d'espèces colonisatrices comme l'okoumé, de coloniser des espaces ouverts comme les savanes (Doucet, 2003). C'est une espèce anémochore.

Un inventaire d'aménagement réalisé dans le cadre de l'aménagement de la CFAD du Haut Abanga (Bayol, 2002) a permis d'estimer les effectifs d'azobé par hectare et par classe de diamètre, dans chacune des neuf UFG. La distribution diamétrique a été caractérisée à l'aide

de 16 classes de diamètre : de 10 à 20 cm (classe 1), de 20 à 30 cm (classe 2), ..., de 150 à 160 cm (classe 15), et ≥ 160 cm (classe 16) de diamètre à hauteur de poitrine (dhp).

Par ailleurs, les données des parcelles permanentes installées par Rougier-Gabon ont permis de caractériser la croissance de $n = 55$ tiges d'azobé pendant 6 ans (soit 3 campagnes de mesure avec un intervalle de temps de 3 ans entre deux mesures successives).

2.3 Analyses statistiques

2.3.1 Caractérisation de l'azobé au sein du peuplement

La place de l'azobé au sein de la forêt du Haut Abanga a été caractérisée à l'aide de deux analyses factorielles des correspondances (AFC) : d'une part une AFC du tableau des abondances des espèces dans les 9 UFG, afin de voir le lien entre les UFG et le cortège floristique ; et d'autre part une AFC du tableau des abondances espèces dans les 16 classes de diamètre, afin de voir le lien entre la distribution diamétrique et le cortège floristique.

2.3.2 Modèle de croissance de l'azobé

À partir des données de croissance de l'azobé, un modèle prédisant la vitesse de croissance diamétrique de l'azobé a été ajusté. Plusieurs formes de modèles ont été testées et nous avons finalement retenu le modèle de croissance lognormal (Uriarte et al., 2004 ; Zeide, 1993). C'est un modèle de croissance à trois paramètres G , K , Y , où G (en cm an^{-1}) est la vitesse de croissance maximale, K (en cm) est le diamètre auquel la croissance atteint son maximum, et Y (sans dimension) est un paramètre de forme :

$$A = G \exp\{ - [\log(K / D) / Y]^2 \} \quad (1)$$

où A est la vitesse de croissance diamétrique (en cm an^{-1}) d'un arbre de diamètre D (en cm).

Ce modèle de croissance a plusieurs avantages : il présente une forme en cloche qui est représentative de la croissance des arbres dans les forêts naturelles ; il est non saturant, c'est-à-dire que la vitesse de croissance A tend vers zéro (sans jamais l'atteindre) lorsque le diamètre D tend vers l'infini ; il peut être ajusté simplement par régression linéaire des données log-transformées. En effet, la régression linéaire

$$\log(A) = a + b \log(D) + c [\log(D)]^2 + \varepsilon$$

équivalait à un modèle lognormal avec $G = \exp[a - b^2/(4c)]$, $K = \exp[-b/(2c)]$ et $Y = (-c)^{-0.5}$.

Lorsque la régression est ajustée sur les données log-transformées, le retour aux variables de départ nécessite de multiplier les prédictions par un facteur correcteur du biais, égal à $\exp(\sigma^2/2)$, où σ est l'écart-type des résidus ε .

2.3.3 Diagnostic de l'équilibre de l'azobé

Pour tester si la distribution diamétrique observée est compatible avec une population à l'équilibre, nous avons confronté la croissance qui se déduit de la distribution diamétrique sous l'hypothèse de stationnarité, avec la croissance prédite par le modèle (1). Plus précisément, la dynamique de la distribution diamétrique peut être modélisée par un modèle de dynamique de population structurée en taille. Nous avons utilisé un modèle à base d'équation aux dérivées partielles, de type équation de Liouville avec puits :

$$\frac{\partial f}{\partial t}(x, t) = - \frac{\partial}{\partial x} \{g(x)f(x, t)\} - m(x)f(x, t)$$

où $f(., t)$ est la distribution diamétrique au temps t , g est la vitesse de croissance en diamètre, et m est le taux de mortalité. Si la distribution diamétrique f est stationnaire (ie $\partial f / \partial t = 0$) et en supposant pour simplifier que la mortalité m est indépendante du diamètre, la vitesse de croissance en diamètre g s'écrit $g(x) = m g_0(x)$, où g_0 ne dépend que la distribution diamétrique stationnaire f :

$$g_0(x) = \frac{1}{f(x)} \int_x^\infty f(u) du \quad (2)$$

Pour diagnostiquer si une population d'azobés est à l'équilibre à partir de sa distribution diamétrique, on calcule g_0 à partir de sa distribution diamétrique f en utilisant (2), et on compare cette croissance normalisée à celle qui résulte du modèle de croissance (1). Le taux de mortalité m est un paramètre libre qui est ajusté de telle sorte que la croissance moyenne déduite de g soit égale à la croissance moyenne déduite de (1). Si la croissance g déduite de la distribution diamétrique n'est pas significativement différente de la croissance prédite (1), on peut considérer que la distribution diamétrique observée correspond à une population à l'équilibre. Sinon, on peut conclure que les hypothèses qui ont conduit à l'expression (2) ne sont pas valides, ce qui implique soit que la population n'est pas à l'équilibre, soit que le taux de mortalité m varie avec le diamètre.

3. Résultats et discussion

3.1 Caractéristiques de l'azobé au sein du peuplement

La figure 1 illustre le lien entre les espèces et les UFG. L'axe 1 de l'AFC des abondances spécifiques par UFG traduit un gradient est-ouest, tandis que l'axe 2 de cette AFC traduit un gradient nord-sud (figure 1). L'azobé est plus abondant dans les UFG du nord-est, c'est-à-dire dans les zones au relief moins marqué, et est moins abondant dans les UFG du sud-ouest, c'est-à-dire dans les zones les plus montagneuses. Il partage ce patron de répartition spatiale avec l'okoumé.

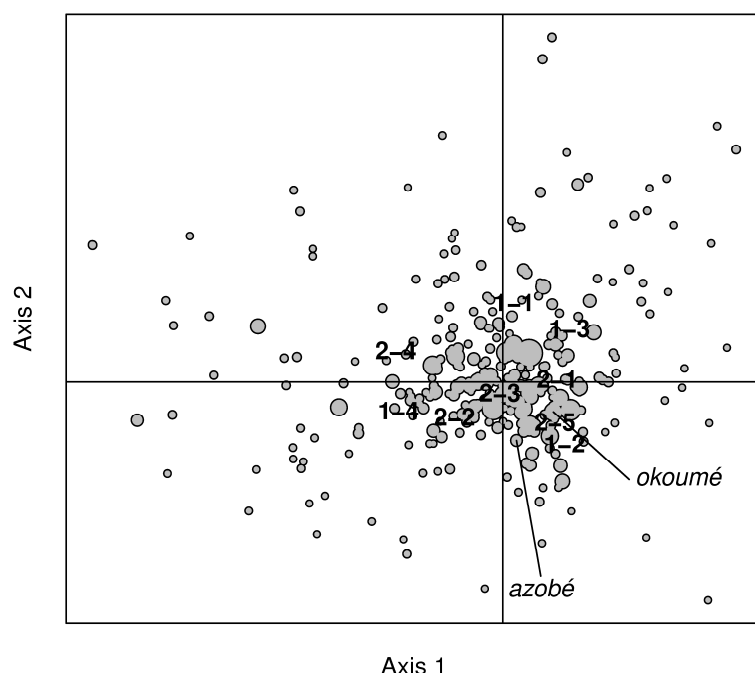


Figure 1. Projection des espèces (points) et des UFG (numéros en gras) sur les deux premiers axes de l'AFC du tableau des abondances des espèces par UFG dans la CFAD du Haut Abanga. La taille des points est proportionnelle à la racine carrée de l'abondance des espèces.

La figure 2 illustre le lien entre les espèces et la distribution diamétrique. L'AFC des

abondances spécifiques par classe de diamètre présente un effet Guttman typique, avec un axe 1 qui traduit un gradient très fort depuis les petites classes de diamètre vers les grandes. L'azobé se caractérise par des effectifs élevés dans les petites classes de diamètre et des effectifs faibles dans les grandes classes de diamètre. En cela il se démarque nettement de l'okoumé, qui présente au contraire des effectifs élevés dans les grandes classes de diamètre et des effectifs faibles dans les petites classes de diamètre.

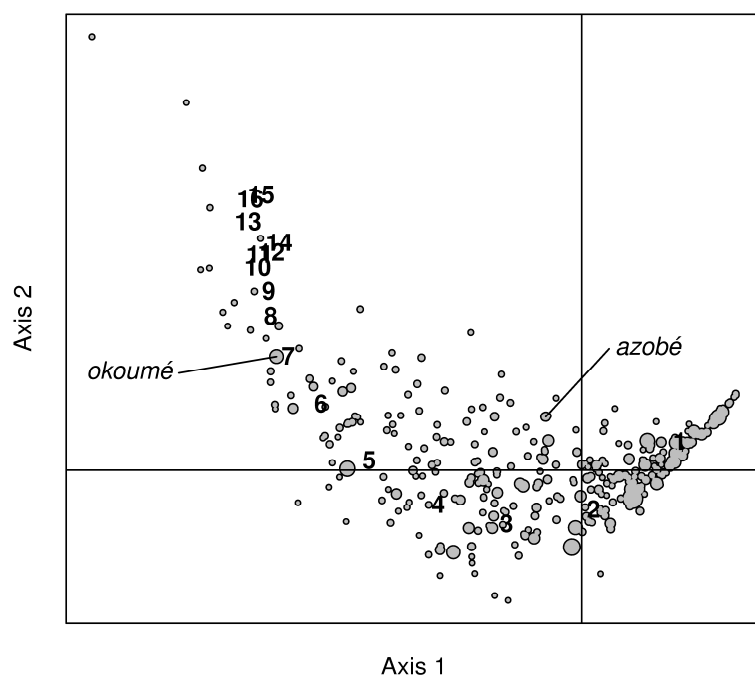


Figure 2. Projection des espèces (points) et des classes de diamètre (numéros en gras) sur les deux premiers axes de l'AFC du tableau des abondances des espèces par classe de diamètre dans la CFAD du Haut Abanga. La taille des points est proportionnelle à la racine carrée de l'abondance des espèces.

3.2 Modèle de croissance de l'azobé

Les paramètres du modèle de croissance lognormal ajusté à l'azobé sont $G = 1.05 \text{ cm an}^{-1}$ pour la croissance maximale, $K = 58.1 \text{ cm}$ pour le diamètre correspondant à la croissance maximale, et $Y = 1.31$ pour le paramètre de forme. La figure 3 montre l'ajustement du modèle aux données.

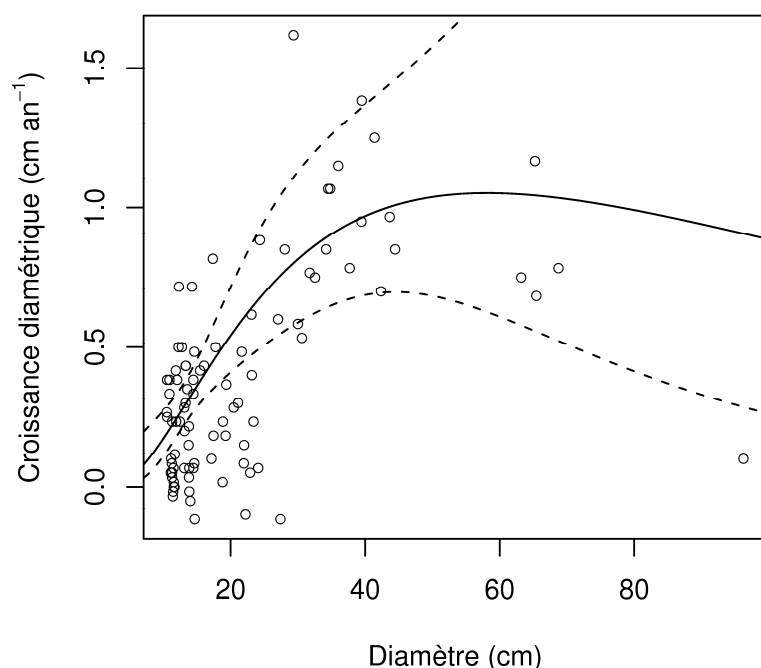


Figure 3. Croissance observée d'azobés dans le Haut Abanga au Gabon (points) et modèle de croissance lognormal ajusté à ces données (trait plein : croissance prédite ; traits pointillés : intervalle de confiance à 95 %).

La croissance de l'azobé reflète son écologie, à savoir une croissance lente pour les individus de petite taille qui sont encore dans le sous-bois, et qui s'accélère au fur et à mesure

que les individus accèdent à la lumière. Le maximum de croissance obtenu pour les individus d'un diamètre de 60 cm environ est élevé, ce qui est caractéristique des espèces héliophiles de la canopée.

3.3 Diagnostic de l'équilibre de l'azobé

La distribution diamétrique de l'azobé dans chacune des 9 UFG qui composent la CFAD du Haut Abanga présente une forme exponentiellement décroissante (figure 4). En cela l'azobé se distingue nettement d'autres espèces héliophiles comme l'okoumé, qui ont dans le Haut Abanga une distribution diamétrique en forme de cloche (Engone Obiang *et al.*, 2010).

La figure 5 compare la vitesse de croissance modélisée à partir des données de croissance de l'azobé et la vitesse de croissance déduite de la distribution diamétrique. La courbe de croissance déduite de la distribution diamétrique a une forme en cloche, comme celle prédite par le modèle de croissance. Cependant, à l'exception des UFGs 1-3 et 2-4, le maximum de croissance ne se situe pas au même endroit : la courbe de croissance déduite de la distribution diamétrique a son maximum pour un diamètre plus petit que $K = 58.1 \text{ cm}$.

Dans 6 des 9 UFGs, la courbe déduite de la distribution diamétrique sort fortement de l'intervalle de confiance de la courbe prédite. Cela se produit pour les petits diamètres et la

vitesse de croissance passe alors par son maximum. Les 5 UFGs pour lesquelles la courbe présente un pic marqué (UFG n°1-1, 1-2, 1-4, 2-2, 2-5) correspondent aux 5 UFGs où l'effectif dans la première classe de diamètre est particulièrement élevé au regard des effectifs dans les autres classes. L'azobé affiche donc un sur-effectif significatif de juvéniles dans la première classe de diamètre.

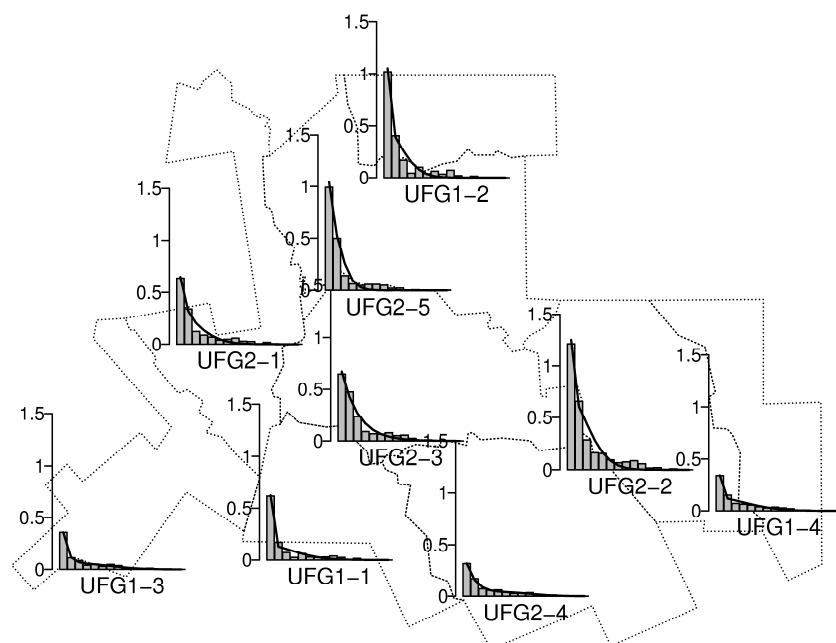


Figure 4. Distributions diamétriques observées de l'azobé (histogramme et courbe) dans chacune des neuf UFG qui composent la CFAD du Haut Abanga. Les traits pointillés sont les limites des UFG. L'axe des y donne les effectifs par hectare. Les 16 barres des histogrammes correspondent aux 16 classes de diamètre.

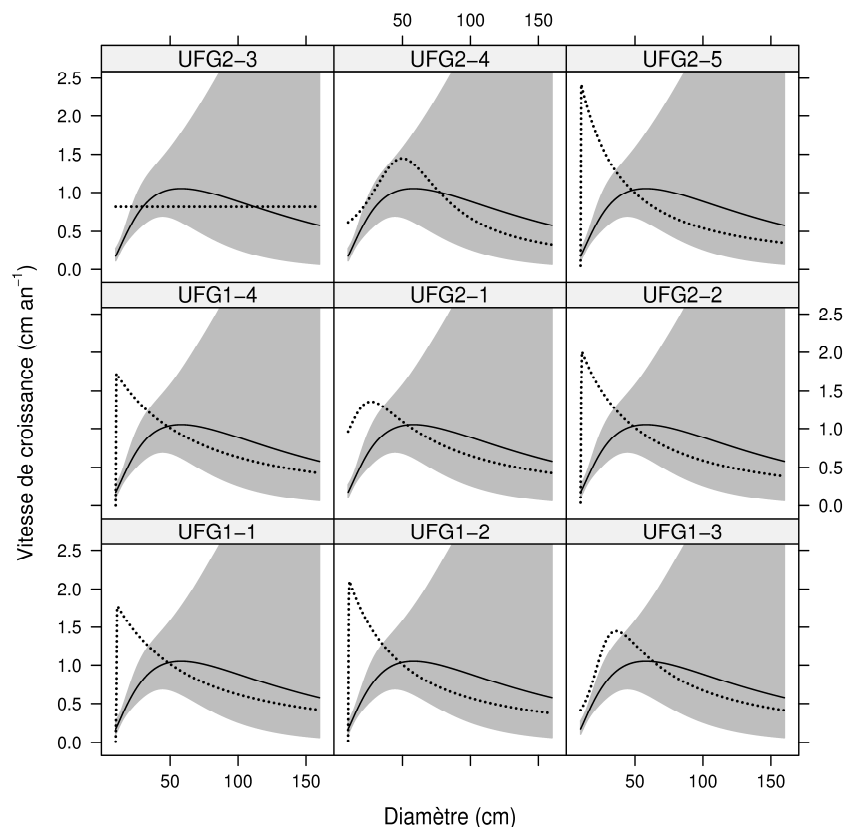


Figure 5. Vitesse de croissance diamétrique de l'azobé dans les neuf UFG qui constituent la CFAD du Haut Abanga : le trait plein est la vitesse prédite par le modèle de croissance (1), avec son intervalle de confiance à 95 % représenté en grisé ; le trait pointillé est la vitesse qui découle de la distribution diamétrique observée.

La distribution diamétrique de l'azobé dans le Haut Abanga peut donc être considérée comme non stationnaire, parce que présentant un sur-effectif de juvéniles dans la première classe de

diamètre. En cela l'azobé se démarque nettement d'autres espèces héliophiles comme l'okoumé, qui présentent au contraire un sous-effectif significatif de juvéniles dans la première classe de diamètre (Engone Obiang *et al.*, 2010).

4. Conclusion

Des espèces présentant des tempéraments semblables, en l'occurrence ici des espèces héliophiles, peuvent présenter localement des structures et des dynamiques très différentes. L'azobé et l'okoumé illustrent cette différence : ces deux espèces sont héliophiles et sont fréquemment associées dans les cortèges floristiques. Cependant, dans le Haut Abanga, l'okoumé présente une structure diamétrique en cloche avec un déficit significatif de juvéniles (Engone Obiang *et al.*, 2010) tandis que l'azobé présente au contraire une structure déséquilibrée avec un sur-effectif de juvéniles. Ces deux espèces diffèrent également par leur croissance : l'okoumé, en accord avec son tempérament d'héliophile stricte, présente une croissance forte pour les petits arbres et qui décroît ensuite pour atteindre son minimum vers 60 cm de diamètre, tandis que l'azobé, en accord avec son tempérament d'héliophile modérée, atteint son maximum de croissance vers 60 cm de diamètre. Ces différences de dynamique entre les deux espèces pourraient être mises en relation avec le mode de perturbation de la forêt.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du projet AIRES-Sud n° 7148 « Dynamique des espèces héliophiles dans les forêts du Gabon ». Nous remercions la société forestière Rougier-Gabon pour nous avoir fourni les données d'inventaire d'aménagement de la CFAD du Haut Abanga ainsi que les données de leurs parcelles permanentes, et plus généralement pour leur excellente collaboration dans le projet AIRES-Sud n° 7148.

Références bibliographiques

- Alexandre D.Y. (1982). Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea* 37, pp. 579-588.
- Bayol N. (2002). Étude de cas d'aménagement forestier exemplaire en Afrique centrale : la concession forestière sous aménagement durable (CFAD) du Haut-Abanga Gabon. FAO, Rome, 36 p.
- Budowski G. (1965). Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15(1), pp. 40-42.
- Clark D.A. & Clark, D.B. (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.* 124(6), pp. 769-788.
- Condit R., Sukumar R., Hubbell S.P. & Foster R.B. (1998). Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *Am. Nat.* 152(4), pp. 495-509.

- Engone Obiang N.L., Ngomanda A., Mboma R., Nzabi T., Ngoye A., Atsima L. & Picard N. (2010). Biodiversité et perturbations anthropiques : le cas de la forêt du Haut Abanga au Gabon. Atelier thématique « Protection des ressources naturelles », 14-18 février 2010, Meknès, Maroc.
- Forni E. (1997). Types de forêts dans l'est du Cameroun et étude de la structure diamétrique de quelques essences. Mémoire de DEA, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgique, 75 p.
- HilleRisLambers J., Clark J.S. & Beckage B. (2002). Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417(6890), pp. 732-735.
- Kalema J. & Kasenene J.M.(2007). A comparative study of regeneration under live and dead canopy trees in a tropical rain forest ecosystem of Kibale National Park, Uganda. *Afr. J. Ecol.* 45(3), pp. 11-17.
- Mangenot G. (1958). Les recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale. In : Study of Tropical Vegetation. Actes Coll. Kandy. Unesco, Paris, pp. 115-126.
- Oldeman R.A.A. & Van Dijk J. (1991). Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In : Rain Forest Regeneration and Management, A. Gomez-Pompa et al. (eds.), Man and the Biosphere Series n°6, Unesco, Paris, pp. 21-65.
- PFBC (2006). Les forêts du bassin du Congo : état des forêts 2006. Partenariat pour les forêts du bassin du Congo (PFBC), Yaoundé, Cameroun, 256 p.
- Tancre J. (2001). Réflexion sur la mise en place des techniques d'exploitation à faible impact sur la CFAD du Haut Abanga (Gabon). Évaluation du réseau actuel de pistes de débardage et de débusquage; mise en place d'une méthodologie pour un tracé optimisé des pistes préalablement à la mise en exploitation. Mémoire ENGREF, Montpellier, 89 p.
- Thomas D. (2005). Measuring and monitoring tree diversity in the Monts de Cristal. Final report on the Smithsonian Institution-CTFS expedition to Gabon, April-May 2004. Smithsonian Tropical Research Institute, Washington DC, 17 p.
- Uriarte M., Canham C.D., Thompson J. & Zimmerman J.K. (2004). A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecol. Monog.* 74(4), pp. 591-614.
- van Gernerden B.S., Olff H., Parren M.P.E. & Bongers F. (2003). The pristine rain forest? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *J. Biogeogr.* 30(9), pp. 1381-1390.
- de Wasseige C., Devers D., de Marcken P., Eba'a Atyi R., Nasi R. & Mayaux P.(eds.) (2009). Les Forêts du Bassin du Congo : État des Forêts 2008. Office des publications de l'Union européenne, 426 p.
- Zeide B. (1993). Analysis of growth equations. *For. Sci.* 39(3), pp. 594-616.